

## ÉTUDE DU CYCLE CHROMOSOMIQUE DE L'*HALOSACCION RAMENTACEUM* (RHODOPHYTA, PALMARIALES) D'ISLANDE

Sigurdur JÓNSSON\* et Lilliane CHESNOY\*\*

RÉSUMÉ. — *Halosaccion ramentaceum* d'Islande a fait l'objet d'une étude caryologique. Des plantes portant des tétrasporocystes se sont révélées diploïdes avec  $2n = 16$ . Une méiose normale a lieu dans les tétrasporocystes. Des plantules issues de tétraspores sont haploïdes avec  $n = 8$ . Ce nombre représente probablement le nombre de base de cette espèce.

SUMMARY. — *Halosaccion ramentaceum* from Iceland has been studied karyologically. Plants bearing tetrasporangia were found to be diploid,  $2n = 16$ . A normal meiosis occurs in the tetrasporangia. Sporelings raised from tetraspores were haploid,  $n = 8$ . This number is believed to be the basic number of this species.

### INTRODUCTION

*Halosaccion ramentaceum* a une aire de répartition circumboréale (BØRGESEN et JÓNSSON, 1905; GUIRY, 1974). Son cycle biologique, très particulier en raison du dimorphisme accusé des gamétophytes, est connu depuis peu dans les populations des côtes atlantiques du Canada; les tétrasporophytes y sont diploïdes, les gamétophytes haploïdes, et la méiose se déroule normalement lors de la formation des tétraspores (VAN DER MEER et CHEN, 1979; VAN DER MEER, 1981). Ce cycle est identique à celui établi chez le *Palmaria palmata* (VAN DER MEER et TODD, 1980). Un cycle chromosomique analogue existe chez l'*Halosaccion saccatum* du Japon (YABU, 1976).

L'étude présente concerne l'*Halosaccion ramentaceum* d'Islande où cette espèce est connue depuis longtemps par ses tétrasporophytes et ses gamétophytes mâles (JÓNSSON, 1901).

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel employé a été prélevé dans la nature ou obtenu en culture au laboratoire.

\* Laboratoire de Biologie végétale marine, 7, quai Saint-Bernard, 75230 Paris Cedex 05, France.

\*\* Université Paris VII, Laboratoire de Botanique, Cytologie et Biologie de la Reproduction, 2 place Jussieu, 75251 Paris Cedex 05.

Des plantes ont été récoltées dans les cuvettes littorales de la côte rocheuse d'Örfrirsey, Reykjavík, Islande, au mois d'avril 1979 (température de l'eau de mer : 3,5°C; durée du jour : 15 heures). Ce matériel formant des thalles ramifiés, hauts de 18 cm, répond assez bien aux descriptions et figures données, pour l'*Halosaccion ramentaceum* f. *robusta* (L.) J.G.Ag., par KJELLMAN (1883, fig. 4, pl. 12) et ZINOVA (1955, fig. 133A).

Des fragments d'un seul individu portant des tétrasporocystes ont été fixés pendant 6 heures dans le mélange de Westbrook, rincés à l'eau, puis soumis pendant 4 heures à la réaction nucléale de Feulgen. L'hydrolyse a été faite à la température ambiante du laboratoire à HCl 5N pendant 20 minutes. Les préparations microscopiques ont été obtenues par écrasement du matériel dans le milieu de montage.

Les cultures ont été réalisées à partir du même tétrasporophyte. Les tétrasporesensemencées sur lames de verre ont été placées dans de l'eau de mer enrichie de Provasoli (PES) à 8°-10°C, sous un éclairage fluorescent blanc-froid de 15  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en photopériode de 16 : 8 heures.

Les plantules obtenues en culture ont été fixées et colorées à l'hématoxyline de Gomori selon RUENESS (1974).

## RÉSULTATS

### 1. — Tétrasporophyte

Quelques figures de prométaphase ou métaphase, assez propices au comptage chromosomique, ont été observées dans les cellules corticales du thalle. Les chromosomes sont courts, épais, assez tassés, et en nombre de 16 environ (Fig. 1, a et k). Des mitoses somatiques typiques s'observent plus fréquemment dans les cellules initiales des tétrasporocystes. Les chromosomes métaphasiques sont alors longs et fins, souvent entremêlés. Leur dénombrement conduit à un total allant de 14 à 16. Ces mitoses aboutissent d'abord à la formation d'une cellule binucléée, puis de deux cellules de taille inégale : la cellule-mère du tétrasporocyste proprement dite et sa cellule support (stalk cell de GUIRY, 1974), plus petite et sous-jacente.

La première division du noyau du tétrasporocyste présente les caractères classiques d'une prophase hétérotypique. Les stades leptotène, zygotène, pachytène, diplotène et diacnèse s'observent facilement et fréquemment (Fig. 1, c, d, e, h, i). Après un étalement convenable, 8 bivalents sont observés sans ambiguïté en diacnèse. (Fig. 1, d, e, h, i). En métaphase I, vue de profil, on constate qu'un bivalent ponctiforme s'est divisé et que les homologues ont émigré précocement aux pôles de la cellule (flèches, Fig. 1, f), alors que les 7 autres bivalents, non encore disjoints, sont disposés en plaque équatoriale dense. A un stade ultérieur, que nous attribuons à l'anaphase I, on peut trouver, après étalement, 16 chromosomes dispersés dans la cellule en deux groupes distincts de 8 (Fig. 1, g et j). Le chromosome ponctiforme (flèches) est identifiable, alors que les chromosomes plus gros apparaissent fissurés. A ce moment la cellule n'est pas encore cloisonnée. Plus tard, deux cellules sont formées avec reconstitution d'un noyau peu colorable dans chacune d'elles. La seconde division conduit à la formation des 4 tétraspores.

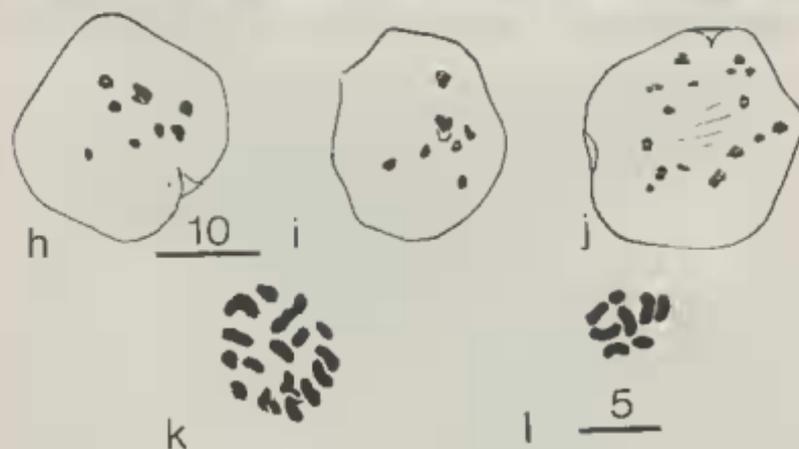
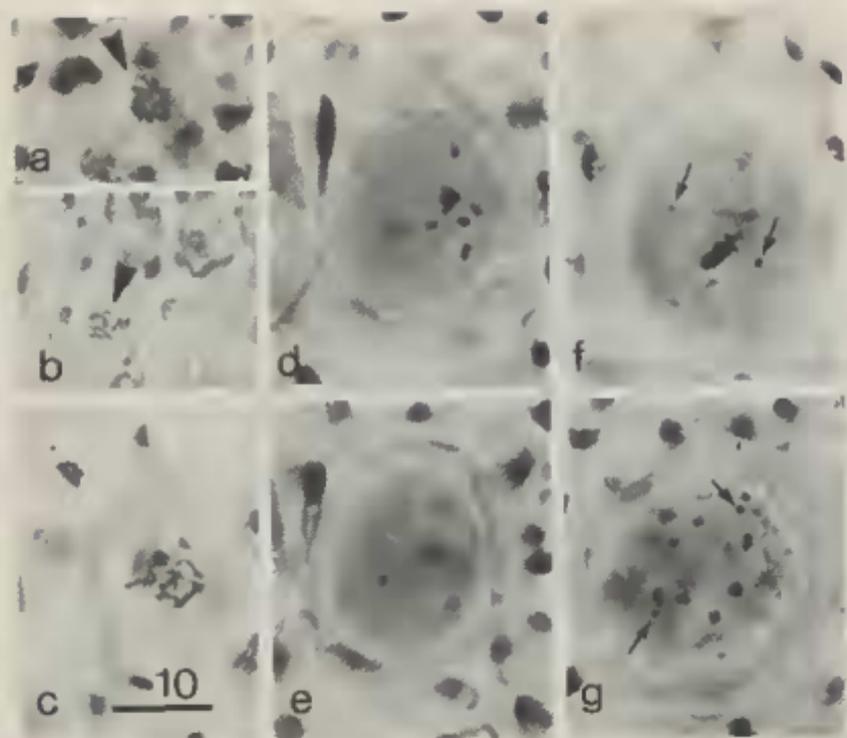
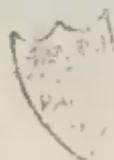


Fig. 1. - *Halosaccion ramentaceum*, étude caryologique; Feulgen, sauf b : hématoxyline. a : métaphase dans une cellule corticale de tétrasporophyte, cf. k. b : métaphase dans une cellule de la zone marginale d'une plante issue de tétraspore, cf. l. c : prophase hétérotypique, début de pachytène. d et e : deux phases montrant une cellule en diacinèse, cf. i. f : métaphase I montrant la migration précoce de chromosomes punctiformes (flèches). g : anaphase I étalée : chromosomes punctiformes (flèches). h, i, j, k, l : analyses de figures chromosomiques. h : diacinèse avec 8 bivalents. i : diacinèse, cf. d et e, 2 bivalents sont superposés. j : anaphase I dispersée, cf. c, 16 chromosomes dispersés en deux groupes de 8. k : métaphase diploïde, cf. a. l : métaphase haploïde, cf. b. Echelles en  $\mu\text{m}$  : a à j : même échelle, k et l : même échelle.



## 2. — Plantules issues des tétraspores

Les tétraspores ayant pour origine la plante analysée précédemment ont montré, en culture, une mortalité élevée. Celles qui ont survécu se sont segmentées rapidement et certaines d'entre elles ont formé un tube incolore (flèche, Fig. 2, a). L'évolution s'est poursuivie par la formation de disques pluristratifiés, soit glabres, soit poilus, accolés au substrat. Le développement ultérieur est marqué par l'édification de frondes dressées sur les disques glabres (Fig. 2, b). Les disques poilus qui restent généralement sans frondes dressées sont pourvus de grosses cellules incolores, visibles parmi les autres cellules pigmentées du thalle (Fig. 2, c, flèches). L'activité méristématique est localisée dans la région apicale des frondes dressées et dans la région marginale des disques.

C'est dans cette dernière zone que des figures mitotiques ont été analysées tant dans les disques glabres que dans les disques poilus. En métaphase, 8 chromosomes sont observés, quelquefois 9 (Fig. 1, b et l).

## DISCUSSION

Le nombre chromosomique du tétrasporyte de l'*Halosaccion ramentaceum* d'Islande est le double de celui observé dans les plantules issues de tétraspores de ce même sporophyte. La méiose qui accompagne la formation des tétraspores est donc normale, ce qui suggère l'existence d'une alternance de phases chromosomiques régulières chez cette espèce.

Les gamétophytes mâles semblables aux tétrasporytes sont connus depuis longtemps dans la nature en Islande (JÓNSSON, 1901), alors que les gamétophytes femelles n'y ont jamais été observés. Deux types de gamétophytes ont été mis en évidence chez l'espèce canadienne : des gamétophytes femelles nains discoïdes avec trichogynes en forme de poils, et des gamétophytes mâles macroscopiques issus de disques glabres (VAN DER MEER, 1981). Les résultats de nos cultures de tétraspores sont en accord avec ces observations; l'espèce islandaise présenterait un cycle de vie analogue à celui de l'espèce canadienne avec des gamétophytes femelles nains.

La garniture chromosomique de l'espèce islandaise à  $2n = 16$  présente en méiose un bivalent à disjonction précoce. Cette particularité qui n'a pas été signalée chez l'espèce canadienne expliquerait la variabilité du nombre de chromosomes comptés en métaphase haploïde (8-9).

La différence la plus importante entre les 2 taxons reste pourtant leur nombre chromosomique,  $2n = 16$  chez l'espèce islandaise,  $2n = 48$  chez l'espèce canadienne (VAN DER MEER et CHEN, 1979). Le taxon islandais semble présenter le nombre chromosomique de base de l'espèce,  $n = x = 8$ . Il en résulterait que l'*Halosaccion ramentaceum* étudié sur les côtes atlantiques du Canada s'inscrirait dans une série polyploïde. *Palmaria palmata*, espèce voisine, montre également, selon les régions, des variations du nombre chromosomique; l'espèce comporterait 14 chromosomes sur les côtes françaises, quelle que soit la phase du cycle (MAGNE, 1964),  $n = 21$  en Grande-Bretagne (AUSTIN, 1956),  $n = 21, 22$  ou  $23$  et  $2n = 38$  à  $48$  sur les côtes atlantiques du Canada (VAN DER MEER, 1976), enfin,  $n = 21$  à  $26$  et  $2n = 40$  à  $50$  sur les côtes du Japon (YABU, 1976).

Il a été suggéré qu'un rapport existe entre la polyploïdie et les hautes lati-



Fig. 2. — *Halosaccion ramentaceum*. Quelques aspects des cultures, observations vitales : a : tétraspores segmentées âgées d'une semaine. L'une d'elle présente un tube (trichogyne ?) b : deux disques haploïdes âgés de 4 mois, issus du développement des tétraspores, l'un est glabre et porte des frondes dressées (gamétophyte mâle ?), l'autre est poilu et sans fronde dressée (gamétophyte femelle ?). c : détail d'un disque poilu montrant des gosses cellules incolores (flèches) (carpogones ?). Échelles en μm.

tudes (DREW, 1939; WHITTICK et HOOPER, 1977). Le taxon diploïde d'*H. ramentaceum* d'Islande a une répartition plus septentrionale que le taxon polyploïde canadien de Terre-Neuve. De la même manière, chez *Isthmoplea sphaerophora*, petite algue brune asexuée souvent rattachée aux Dictyosiphonales, il existe une série polyploïde dans l'Atlantique (RUENESS, 1974; PEDERSEN, 1975) dont le taxon haploïde se trouve précisément en Islande (JÓNSSON, 1977). Il ne semble donc pas que la polyploïdie soit liée à la latitude.

*Halosaccion ramentaceum* pourrait être l'objet d'une diversification évolutive conduisant à l'isolement de taxons géographiques. Des études cytogénétiques permettraient de connaître l'ampleur de ce phénomène.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUSTIN, A.P., 1956 — Chromosomes counts in the Rhodophyceae. *Nature* 178 : 370-371.
- BØRGENSEN, F. et JÓNSSON, H., 1905 — The distribution of the marine algae of the Arctic Sea and of the northernmost part of the Atlantic. In : Warming, E., 1905-1908 : Botany of the Fœrøes, Appendix I-XXVIII. Copenhagen, Christiania et Londres.
- DREW, K.M., 1939 — An investigation of *Plumaria elegans* (Bonnem.) Schmitz with special reference to triploid plants bearing parasporangia. *Ann. Bot. N.S.*, 3 : 347-368.
- GUIRY, M.D., 1974 — A preliminary consideration of the taxonomic position of *Palmaria palmata* (Linnaeus) Stackhouse = *Rhodymenia palmata* (Linnaeus) Greville. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 54 : 509-529.
- JÓNSSON, H., 1901 — The marine algae of Iceland. I. Rhodophyceae. *Bot. Tidskr.*, 24 : 127-155.
- JÓNSSON, S., 1977 — Existence d'une race haploïde agame dans le complexe polyploïde intraspécifique de l'*Isthmoplea sphaerophora* (Carm.) Kjellm. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D* 284 : 433-435.
- KJELLMAN, F.R., 1883 — The algae of the Arctic Seas. *K. Svensk Vetensk. Akad. Handl.* 20 : 1-350, 31 pl.
- MAGNE, F., 1964 — Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées). *Cah. Biol. Mar.* 5 : 461-671.
- PEDERSEN, P.M., 1975 — Culture studies on marine algae from West Greenland. 1. Chromosome information relating to the life history of *Isthmoplea sphaerophora* (Carm.) Kjellm., Phaeophyceae Dictyosiphonales. *Brit. Phycol. J.* 10 : 165-168.
- RUENESS, J., 1974 — Life history in culture and chromosome number in *Isthmoplea sphaerophora* (Phaeophyceae) from southern Scandinavia. *Phycologia* 13 : 323-328.
- VAN DER MEER, J.P., 1976 — A contribution towards elucidating the life history of *Palmaria palmata* (*Rhodymenia palmata*). *Can. J. Bot.*, 54 : 2903-2906.
- VAN DER MEER, J.P., 1981 — The life history of *Halosaccion ramentaceum*. *Can. J. Bot.* 59 : 433-436.
- VAN DER MEER, J.P. et CHEN, L.C.M., 1979 — Evidence of sexual reproduction in the red algae *Palmaria palmata* and *Halosaccion ramentaceum*. *Can. J. Bot.* 57 : 2452-2459.
- VAN DER MEER, J.P. et TODD, E.R., 1980 — The life history of *Palmaria palmata* in culture. A new type for the Rhodophyta. *Can. J. Bot.* 58 : 1250-1256.
- WHITTICK, A. et HOOPER, R.G., 1977 — The reproduction and phenology of *Antithamnion cruciatum* (Rhodophyta, Ceramiaceae) in insular Newfoundland. *Can. J. Bot.* 55 : 520-524.
- YABU, H., 1976 — A report on the cytology of *Rhodymenia palmata*, *Rh. perfusa* and *Halosaccion saccatum* (Rhodophyta). *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 27 : 51-62.
- ZINOVA, A.D., 1955 — Opredelitel'ny krasnykh vodoroslej severnykh morej SSSR. Moskva & Leningrad, *Akad. Nauk. SSSR* : 220 p.